

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: BBI



**Anežka Krajníková**

Dálkové šíření semen v řekách  
Long-distance plant dispersal in rivers

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce/Školitel: Mgr. Tomáš Fér, Ph.D.

Praha, 2014

## Obsah

Obsah.....	2
Prohlášení:.....	3
Abstrakt.....	4
Klíčová slova.....	4
Abstract.....	5
Key words.....	5
1. Úvod.....	6
2. Literární rešerše.....	7
2.1 Šíření rostlin.....	7
2.1.1 Dálkové šíření rostlin.....	7
2.1.2 Šíření vodních rostlin.....	9
2.1.3 Hydrochorie a jiné způsoby šíření.....	9
2.2 Šíření v říčních systémech.....	11
2.3 Rozmnožování vodních rostlin.....	11
2.4.1 Vypouštění umělých propagulí.....	12
2.4.2 Vypouštění označených diaspor.....	13
2.4.3 Odchyt semen.....	14
2.4.3.1 Analýza sedimentu.....	14
2.4.3.2 Odchyt semen z proudu řeky.....	15
Jednorázový odchyt.....	15
Plovoucí pasti.....	16
2.4.4 Klonalita rostlin.....	17
2.5 Vzdálenost.....	18
2.6 Další faktory ovlivňující hydrochorii v řekách.....	20
2.6.1 Regulovanost říčního koryta.....	20
2.6.2 Kolísání hladiny řeky v průběhu roku.....	21
3. Závěr.....	22
4. Seznam literatury.....	23

### **Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 22. 8. 2014

## Abstrakt

Cílem této bakalářské práce je shrnout dosavadní metody použité při výzkumu šíření říčních rostlin. Všeobecně všech druhů rostlin, které se mohou šířit vodním korytem a to ve vodním sloupci, či po dně.

Bakalářská práce je zpracována formou literární rešerše. Valná část práce je zaměřena na přímé metody zkoumání hydrochorie a možné problémy, které mohou s jednotlivými způsoby nastat. Každou metodu je vhodné použít za jiných okolností, proto je třeba předem určit, jaká data chceme pokusem získat. Mezi přímé metody se řadí odchyt semen z toku a to buď jednorázově, ale opakovaně, nebo dlouhodobě s použitím plovoucích pastí. Za druhé k tomu lze využít vypouštění imitací semen, či vypouštění označených diaspor.

Druhá část práce je zaměřena na další faktory, které mohou mít vliv na dálkové šíření rostlin v řekách. Mezi ně patří míra regulovanosti toků a kolísání hladiny vody v průběhu roku. Je zde zahrnuto shrnutí důkazů o dálkovém šíření říčních rostlin.

## Klíčová slova

Dálkové šíření rostlin, hydrochorie, říční systémy, semenná banka, vodní rostliny

## **Abstract**

The aim of this bachelor thesis is to summarise present methods used in the research of dispersal river plants. Generally the dispersal of all kinds of plants which can be dispersed in water corridors, both dispersed in the water column and at the bottom of the channel. The bachelor thesis is a literatural rewiev. The main part of it is focused on direct methods of research of hydrochory and problems which could arise with individual methods.

Each method is suitable for different set of circumstances and it is necessary to know in advance what kind of data we want to obtain. The direct methods includes: catching of the seeds directly from the stream – at one time, but repeatedly, or long term catching by using floating traps. Secondly we can use seed mimics or marked diaspores.

The second part is focused on other factors which can influence long-distance plant dispersal in rivers. They include the degree to which are rivers regulated and the fluctuation off water level during years. The paper also includes a part which summarise the evidence on long distance dispersal of river plants.

## **Key words**

long-distance dispersal, hydrochory, river systems, seed bank, aquatic plants

## 1. Úvod

Otázka týkající se šíření rostlin v řekách není v žádném případě novou. Zabýval se jí např. již na konci 19. století H. B. Guppy, který řešil, zda řeka Temže hraje roli v šíření rostlin. (Guppy 1891–93). Dlouhou dobu však bylo pouze kvantitativně zjišťováno, co se v řece vyskytuje a jaké druhy by se jí mohly eventuálně šířit. Koncem 20. století si vědci začali uvědomovat, že na příkladu rostlin vyskytujících se na březích řek lze zjistit mnoho ekologických závislostí, které u jinde rostoucích rostlin není tak jednoduché určit.

Svou roli v tom sehraává hned několik aspektů. Prvním z nich je, že se rostliny zpravidla šíří jedním směrem a to po proudu řeky. Existují dvě známé a řešené výjimky pro toto pravidlo a to je ichthyochorie a ornitochorie vodních rostlin. Díky jejich vlivu může docházet k určitým změnám v populacích rostlin i na delší vzdálenost proti proudu řeky. Vzhledem k tomu, že se vodní rostliny na menší vzdálenost zpravidla šíří vegetativně, je míra dopadu tohoto vlivu otevřenou otázkou a pravděpodobně se vztahuje na několik specializovaných druhů jak rostlin, tak ptáků a ryb. Zdá se, že vliv náhodného přenosu, by neměl být tak zásadní.

Dalším aspektem je, že v okolí řek lze bez obtíží pozorovat vliv člověka a dopad jeho činnosti na celé ekosystémy, zvláště pak na složení společenstev podél řek. Člověk ovlivňuje řeku hned několika způsoby: regulací toků, eutrofizací vod a v neposlední řadě lodní dopravou.

Navíc jsou řeky častým koridorem šíření různých invazních rostlin, a proto je podstatné pochopit ekologii jak invazních rostlin, tak původních druhů, abychom věděli, jak účinně bránit šíření nežádoucích neofytů a jak tomu i předcházet.

V metodice řešení otázky disperze existuje značná řada různých přístupů. Některé jsou přímého charakteru, jako je sběr semen přímo z řeky, podrobné sledování vegetace na břehu. Či nepřímého charakteru a tím je genetické určení příbuznosti a tím i potažmo klonality rostlin.

Řešení otázek týkajících se hydrochorie v řekách, je v posledních dvaceti letech čím dál tím víc se rozšiřujícím oborem a vzniká větší počet prací, které se tímto tématem zabývají.

## **2. Literární rešerše**

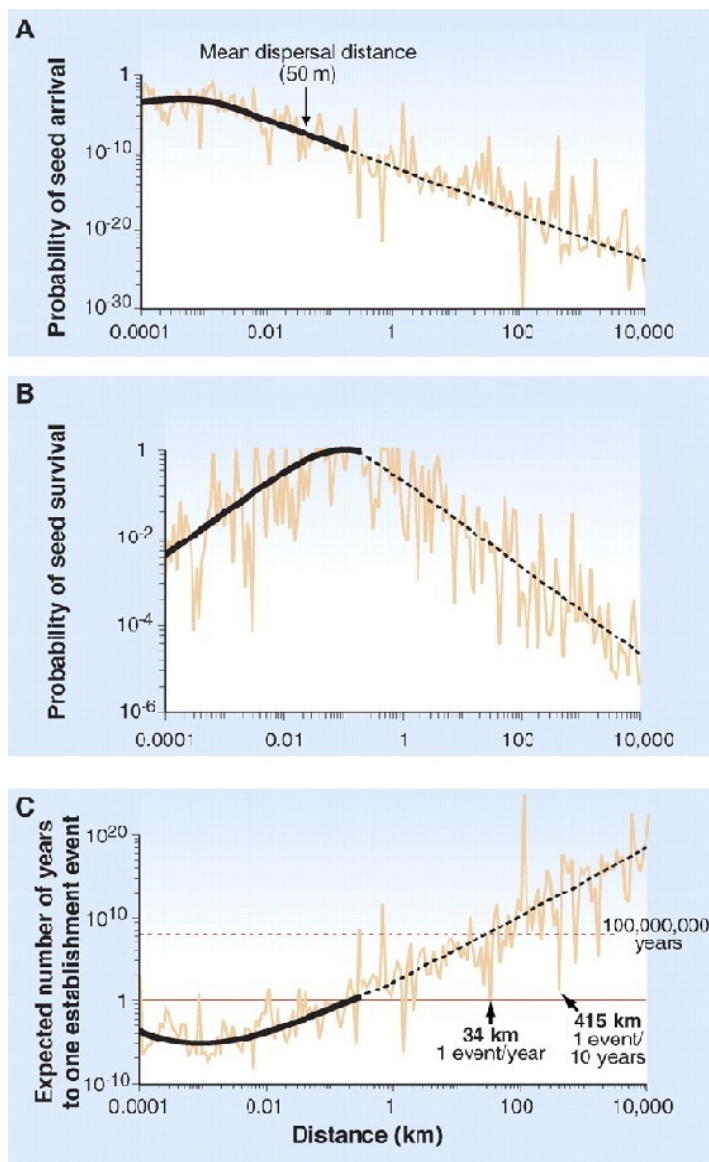
### **2.1 Šíření rostlin**

Vzhledem k tomu, že rostliny jsou sesilnými organismy, aby se mohly šířit, potřebují využít všechny možnosti, které k tomu mají. Protože s výjimkou rostlin schopných autochorie (např. rod *Impatiens*), musí se v šíření spoléhat na vnější vlivy – jako jsou vítr, voda, zvířata a také člověk. Většina druhů rostlin se rozmnožuje jak vegetativně, tak generativně. Často se u nich vyskytují i morfologické zvláštnosti v souvislosti se specializací na způsob šíření. Semena rostlin spoléhající na anemochorii (šíření větrem), jsou zpravidla lehká, příp. jsou opatřena chmýřím, či křidélky. Semena přizpůsobená šíření v srsti savců mají háčky, apod.

#### **2.1.1 Dálkové šíření rostlin**

Dálkové šíření rostlin neboli „Long Distance Dispersal“ (dále jen LDD) je složité, protože zahrnuje vzácné jevy, které jsou způsobené komplexními, stochastickými procesy. Běžná vzdálenost, na kterou se semena šíří, je 50 metrů a se zvyšující se vzdáleností klesá pravděpodobnost přenosu semen a zároveň také klesá pravděpodobnost jejich přežití (viz. Graf č. 1)

Je víceméně nemožné předpovědět událost, kdy dojde k LDD, avšak způsobem, jak zjistit, v jaké míře může nastat, je zaměřit se na jednotlivé vektory, které jsou většinou příčinou LDD. Jsou to voda, vítr a zvířata. Dalším činitelem, který může způsobit LDD jsou extrémní klimatické výkyvy a jejich následky, jako jsou např. povodně, velmi silné větrné podmínky apod. (Nathan 2008).



Graf č. 1 (A-C), převzato z původního článku (Nathan 2006)

Popisky ke grafu: Na ose x je vždy znázorněna vzdálenost v kilometrech, na kterou se semena šíří, na ose y jsou k tomu vztaženy různé hodnoty: A) Pravděpodobnost, že se semeno do daného místa dostane; B) Pravděpodobnost, že semeno za daných podmínek přežije a vyklíčí; C) Předpokládaný počet let, ve kterých dojde k jednomu uchycení.

Z toho vyplývá, že při šíření vodou může docházet u rostlin k velmi nepravděpodobným a pro rostliny atypickým jevům.

Jedním z prvních, kdo se zabýval dálkovým šířením rostlin a řešil jeho aspekty, byl Charles Darwin, který již na počátku 19. století přišel s myšlenkou, že se rostliny na izolované ostrovy musely dostat přes vodu. (Darwin 1839)



### **2.1.2 Šíření vodních rostlin**

Vodní cévnaté rostliny mají zpravidla velké areály rozšíření a zdá se, že klimatické podmínky mají malý dopad na jejich rozšíření. Jediným klimatickým faktorem, který jejich areály určuje, je rozdíl mezi klimatickými pásmy – tropický vs. mírný vs. polární. Dalším faktorem, který omezuje jejich šíření, jsou geografické bariéry.

Dalším důležitým faktorem je, že většina vodních rostlin patří do nepříliš velké skupiny taxonů. Zároveň jsou jednotlivé druhy rozšířeny na celkem velké vzdálenosti a v rámci jedné populace nedochází k příliš velké genetické diferenciaci jednotlivců. Za vinu to má časté vegetativní rozmnožování a tím způsobená klonalita rostlin. Na druhou stranu se ukazuje, že může docházet k velkým genetickým variacím mezi jednotlivými populacemi, pokud jsou odděleny např. geografickými bariérami.

Specifikum vodních rostlin je také to, že žijí ve stresovém prostředí, kde je nedostatek živin (zvláště dusíku), nebo naopak je vlivem činnosti člověka zvýšen výskyt některých živin eutrofizací. Také mohou nastávat extrémnější situace, jako jsou výkyvy ve výši hladiny řek a jezer, rostlina pak musí přežít např. v anoxickém bahně nebo sušší období.

Heterogenita vodních rostlin je na malém měřítku celkem vzácná, protože se zpravidla vodní rostliny šíří na malou vzdálenost vegetativně a na relativně delší vzdálenosti generativním způsobem. To je také příčinou toho, že v celkem velké oblasti se může vyskytovat jeden generalizovaný genotyp, který se vyznačuje velkým stupněm klonality.

### **2.1.3 Hydrochorie a jiné způsoby šíření**

Hydrochorie je jev, při kterém dochází k šíření semen, či celých rostlin vodou. V některých případech může tento termín být použit i pro označení šíření malých živočichů (Gyllenberg et Rosengren, 1974), avšak většina autorů to vztahuje na rostliny.

Existují tři druhy hydrochorie: nautohydrochorie (jinak nautochorie), kdy disperze probíhá na hladině. Další je bythisochorie, při které se semena šíří po dně vodního toku (Parolin, 2006). Posledním typem, při němž dochází k přenosu čistě vodou, je ombrohydrochorie, nebo-li ombrochorie. Rozmnožovací částice jsou při ní poháněny vodou, která na rostlinu dopadá při dešti. Zároveň ji lze také definovat, jako typ disperze, ke které

dochází po silných deštích. Diaspory jsou pak šířeny vodou tekoucí po zemském povrchu (Vittoz et Engler, 2007). Je třeba však zdůraznit, že k rozšiřování na delší vzdálenost dochází pouze u prvních dvou typů hydrochorie.

Hydrochorie se však zdaleka netýká pouze sladkovodních rostlin. Přímořské rostliny jsou také objektem zkoumání a je u nich možné zjišťovat disperzní vzorce. M. Wolters a spol. k tomu využili čtverce umělých trávníků a do nich zachytávali semena, která přinesla přílivová voda. Podařilo se jim zachytit patnáct různých druhů rostlin, z toho deset se vyskytovalo v lokální vegetaci, takže lze usuzovat s velkou pravděpodobností na to, že i v mořích dochází k dálkovému šíření rostlin. (Wolters et al. 2004)

Jinými způsoby šíření vodních rostlin je zoohydrochorie a antropohydrochorie, při které na rozdíl od ostatních typů může v řekách docházet i k disperzi proti proudu. Ze zvířat jsou nejdůležitějšími činiteli vodní ptáci a ryby.

Ichtyochorie (šíření semen pomocí ryb) je oblast, která není příliš prozkoumána, i když se v poslední době ukazuje, že velmi pravděpodobně hraje celkem důležitou roli v přenosu semen. Vzhledem k tomu, že vzniklé práce nepracovaly s podobnými výchozími podmínkami, nelze příliš porovnávat jejich výsledky (Pollux 2011). Na druhou stranu je velmi pravděpodobné, že ryby, které se živí plody, hrají obrovskou roli v šíření některých druhů, zvláště v tropických oblastech. Zpravidla jsou to velké a rychle se pohybující ryby z řádů *Characiformes* (trnobláši), *Cypriniformes* (máloostní) a *Siluriformes* (sumci). (Horn et al. 2011). Zároveň však autoři musí řešit otázku, do jaké míry ichtyochorii ovlivnily vnější faktory, jako jsou rybolov, vodní stavby (jezy, nádrže) a kácení lesů

Ornitochorie (šíření semen v trávicím traktu, či na povrchu ptáků) je také stále se rozšiřujícím objektem zkoumání, zvláště v oblasti disperze vodních rostlin. Migrující vodní ptáci jsou zároveň jedním z hlavních faktorů, který zajišťuje dálkové šíření a to na vzdálenost i několika set kilometrů, takže mohou propojovat i navzájem naprosto izolované oblasti a tím zajišťovat zvýšení lokální biodiverzity. Tímto způsobem může docházet ke genetickému posunu napříč celými kontinenty. Zároveň to však není natolik častý jev, aby docházelo k zásadním změnám v populacích. Proto je velmi pravděpodobné, že ornitochorie sehrává důležitou roli v situacích, kdy došlo k poškození ekosystému a vyhynutí místní populace. (Viana et al. 2013)

## 2.2 Šíření v říčních systémech

Všeobecných teorií na to, jakým způsobem se mění množství energie ve vodním systému a s tím související posun v druhové diverzitě, existuje celá řada. První z nich formuloval Vannote v roce 1980, kdy přišel s tzv. konceptem říčního kontinua – RCC. Na tu reagovala celá řada autorů různými dalšími teoriemi a protiargumenty. (Vannote 1980)

RCC pracovala s ideální řekou bez narušení od pramene řeky až k jejímu ústí. Za zmínku stojí „Serial Discontinuity Concept“ (SDC), který zase říká, že vývoj toku je řadou diskontinuit. (Ward, Stanford 1983)

Co všechno má vliv na šíření vodních rostlin a jestli opravdu dochází ke zvyšování diverzity v rámci toku, je otázka, kterou si stále klademe. Vzhledem ke specifitě prostředí vodních rostlin není totiž tak obtížné pozorovat sekundární sukcesí po nějaké ekologické katastrofě a jakým způsobem se jednotlivé druhy navrací. Zároveň je to zajímavá otázka i co se týče invazních druhů, protože řeky jsou častým vektorem, podél kterého se šíří.

## 2.3 Rozmnožování vodních rostlin

Vodní rostliny a rostliny rostoucí na březích řek jsou adaptovány na život ve vodě jak svou sesilní částí, tak jsou na to adaptovány i rozmnožovacím aparátem. Rozmnožovacími částicemi vodních rostlin jsou tzv. diaspory, či propagule, které jsou dvojího původu. Vznikají buď pohlavním rozmnožováním (generativní), nebo vegetativně.

Diaspory generativního původu mohou být v různé formě, ale zpravidla se vyznačují dlouhou životností semen a semena jsou schopná přežít i zamrznutí a podobné extrémní klimatické podmínky (Guppy 1891-93). Vzhledem k tomu, že mají semena větší životnost než vegetativní diaspory, jsou velmi důležité pro přežití druhu po lokálním vyhynutí, či při extrémních podmínkách, kdy dojde k poškození vegetativních diaspor. Zpravidla jsou také menších rozměrů, což pomáhá jejich šíření na větší vzdálenosti.

Vegetativní diasporou může být víceméně jakákoliv část rostliny, dokonce i celá rostlina. Musí to však být dostatečně velká část rostliny, která je schopna se na břehu či na dně uchytit. Můžou to být např. úlomky oddenků a kořenů, hlízy apod.

Největší adaptací na měnící se životní podmínky jsou u vodních rostlin nejspíše tzv. turiony, neboli zimní pupeny. Ty umožňují rostlinám přežít i nepříznivá období, jako jsou zimní mrazy. (Santamaria 2002)

## 2.4 Metody zkoumání

V metodice zkoumání hydrochorie existuje několik přístupů. Práce, které se víceméně zabývají hlavně biotickým aspektem, jsou zaměřeny buď na jednotlivé druhy. Jedním, ze způsobů, jak charakterizovat populace jednotlivých druhů, je s využitím analýzy DNA. K získání dat dochází víceméně nepřímou metodou, na druhou stranu se však vyznačují svou přesností. Příklady rostlin, jejichž populace již byli takto analyzovány, někdy i vícekrát na různých tocích, různými autory, jsou: *Sparganium emersum* (Pollux 2007), *Nuphar Lutea* (Fér, Hroudová 2008), *Phragmites australis* (Fér, Hroudová 2009).

Také může být disperze jednotlivých druhů zkoumána přímo v tocích. S tím souvisí vypouštění umělých (Hampe 2004) či označených diaspor (Johansson, Nilsson 1993).

Dalším přístupem je zaměření se na určitý abiotický jev, jaký má dopad na šíření rostlin. Tím jsou např. práce zabývající se nádržemi (Brown, Chenoweth 2008), povodněmi (Merritt, Wohl 2006) apod. V několika výzkumech bylo zároveň otázkou, zda je rozdíl v druhové diverzitě na horním, středním, či dolním toku. Většina prací kombinuje několik přístupů a porovnává výsledky.

### 2.4.1 Vypouštění umělých propagulí

Sledovat disperzi jednotlivých rostlin ve vodním toku není zdaleka tak jednoduché. Vzhledem k tomu, že se podél řek zpravidla vyskytují celé populace jedné rostliny, zjistit, odkud jedinec pochází nebo jak daleko je schopen se rozšířit, pouhým pozorováním nelze zjistit.

Proto pokud chceme odhalit všeobecné vzorce toho, jakým způsobem se plovoucí diaspory řekou šíří, je možné využít imitaci semen. Lze k tomu využít různých materiálů podle toho, jaké vlastnosti mají semena rostliny, která je zrovna pozorována.

První práce, ve které bylo využito dřevěných kostek, vznikla již v roce 1991. Bylo v ní využito borovicových krychlí o velikosti 22mm x 22 mm x 22 mm. Autoři na základě výzkumu zjistili, že zachycování imitací odpovídá zachycování semen. V místech, kde se vyskytovaly rostliny se semeny s vyšší plovatelností, se vyskytovalo i více kostek. Na základě této korelace dospěli k závěru, že plovatelnost semen má zásadní vliv na strukturu vegetace na břehu (Nilsson et al. 1991).

V jednom z pokusů bylo ověřeno, že šíření imitací propagulí (2cm x 2cm x 2cm) a nažek *Helianthus annuus* (slunečnice roční) navzájem korelují a že dynamika šíření je stejná.

Proto je možné data získaná vypouštěním kostek považovat za směrodatná (Andersson et al. 2000).

Autory dalších výzkumů, kde bylo využito umělých imitací diaspor, byli např.: J. M. Levine (2001), který použil červené plastové třpytky, jejichž disperze odpovídala šíření malých semen; dalším je A. Hampe, který použil kousky obarveného polyetyleny jako imitaci plodů krušiny olšové (*Frangula alnus*). (Hampe 2004)

### 2.4.2 Vypouštění označených diaspor

Další možností jak v terénu ověřit disperzi rostlin v řekách je vypouštění označených diaspor. Bez problémů lze tuto metodu aplikovat, pokud chceme zjistit, jaké jsou všeobecné faktory, které mají vliv na šíření určitého druhu.

S obtížemi se můžeme setkat v případě, že cílem zkoumání jsou všeobecné parametry a faktory, které mají vliv na hydrochorii v daném toku. V tomto případě totiž musíme zvolit výběr semen a plodů takovým způsobem, aby reprezentoval, co největší škálu různě modifikovaných a adaptovaných druhů. Proto by ve výběru měla být jak malá semena, ale pokud jsou řekou přenášeny celé plody, musí být do výběru také zařazeny.

S. M. Moegenburg k tomu využila plody a semena šesti lokálně se vyskytujících rostlin. Každý druh se vyznačoval jinou morfologickou stavbou semen, či plodů. Testován byl vliv hloubky toku na hydrochorii. Diaspory byly označeny červeným lakem na nehty, takže označení nemělo vliv na semena (Moegenburg 2002)

Dalším příkladem zkoumání označených diaspor je švédský pokus, při kterém bylo zkoumáno vegetativní rozmnožování druhu *Ranunculus lingua*. Při pokusu byly vypouštěny úlomky oddenků označené červenými plastovými pásky. Aby vlivem označení nedocházelo k ovlivňování plovatelnosti, byly pásky v porovnání s velikostí oddenku zanedbatelně velké. Po šesti týdnech došlo k pečlivému prozkoumání břehů řeky a byly zaznamenány všechny nalezené oddenky a také bylo zaznamenáno, zda se byly schopné uchytit v již ustálené vegetaci. (Johansson, Nilsson 1993)

### 2.4.3 Odchyt semen

Semena a všeobecně propagule se vyskytují jak přímo ve vodním sloupci, zároveň však dochází k jejich vyplavování na břeh, či se ukládají do sedimentů na dně. K tomu, abychom získali obrázek o tom, co se v řece doopravdy vyskytuje, se zpravidla používají dvě metody:

- a) získání semen z naplavenin a sedimentů;
- b) získání semen přímo z proudu řeky a to buď jednorázovým použitím sítí, nebo instalací plovoucích pastí.

Poté se zachycené disapory zařadí do taxonů a případně je u nich otestována životaschopnost, zda u nich byla zachována klíčivost aj. Ověření klíčivosti semen u takovýchto odchytů však není zdaleka jednoduché, protože nelze zajistit ideální podmínky pro klíčení pro všechny druhy, protože každý druh má trochu jiné nároky (na množství vody, teplotu apod.) a nelze je jednoduše poskytnout pro všechny druhy současně. (Andersson 2000)

#### 2.4.3.1 Analýza sedimentu

Semenné banky uložené v sedimentu a v půdě na březích řek jsou velmi důležité pro obnovu společenstev zvláště po ekologických změnách způsobených např. povodněmi, které zapříčinili narušení vegetace a erozi břehů. Přesto je tento přístup k celé problematice celkem neobvyklý a vertikální analýzy sedimentů nejsou příliš časté.

Výzkum, který se orientoval tímto směrem, proběhl v nedávné době v Austrálii. Bylo při něm zjištěno, že v sedimentech jsou uložena celkem velká množství semen. Navíc bylo ověřeno, že je u nich zachována klíčivost. Z toho vyplývá, že jsou životaschopné.

Více semen je uložených v sedimentech v hlubší vodě, protože tak často nedochází k narušení povrchu a semena mají čas se uložit do hlubších vrstev. Nejvíce semen bylo uloženo v hloubce 20 – 30 cm. Pokud tedy nastane situace, kdy je dno narušeno do patřičné hloubky, což může např. nastat v případě silnějších povodní, může být vegetace v okolí řeky obnovena ze semenné banky uložené v sedimentech. Toto zjištění má potenciálně velký význam, vztáhneme-li ho na problematiku s obnovou poškozených ekosystémů v okolí řek. (O'Donnel et al. 2014)

### 2.4.3.2 Odchyt semen z proudu řeky

Nejpřímochařejším způsobem, jak zjistit, co za semena se proudem řeky šíří, je provést přímý odchyt, zařadit semena do taxonů a následně korelovat výskyt semen v řece s výskytem semen ve vzorcích. To nám může pomoci určit, zda se řekou číří i semena druhů rostlin, která se následně nejsou schopna uchytit na březích řek.

Existují dva způsoby, jak takovýto odchyt provést. První z nich je velmi přímočarý a umožňuje nám zmapovat výskyt semen v celém vodním sloupci. U toho jsou využívány sítě, na kterých se semena zachytávají. Sítě se v proudu obvykle nechávají po dobu několika desítek minut.

U druhého způsobu, kdy je využíváno plovoucích pastí, je možné udělat dlouhodobější analýzu, ale pouze u těch semen, která se šíří na hladině nebo těsně pod ní.

#### *Jednorázový odchyt*

Jak bylo již výše zmíněno, tento způsob analýzy semenné banky může být do určité míry problematický, protože díky němu do určité míry získáváme už při odchytu nepřesná data a následně se s tím musí počítat při interpretaci výsledků. Na celé šířce toku je v každém místě a v každé hloubce jiná rychlost toku, takže je tam i jiná pravděpodobnost disperze semen. Proto musí být odchyt proveden v dostatečné míře, aby nedocházelo k přílišným chybám.

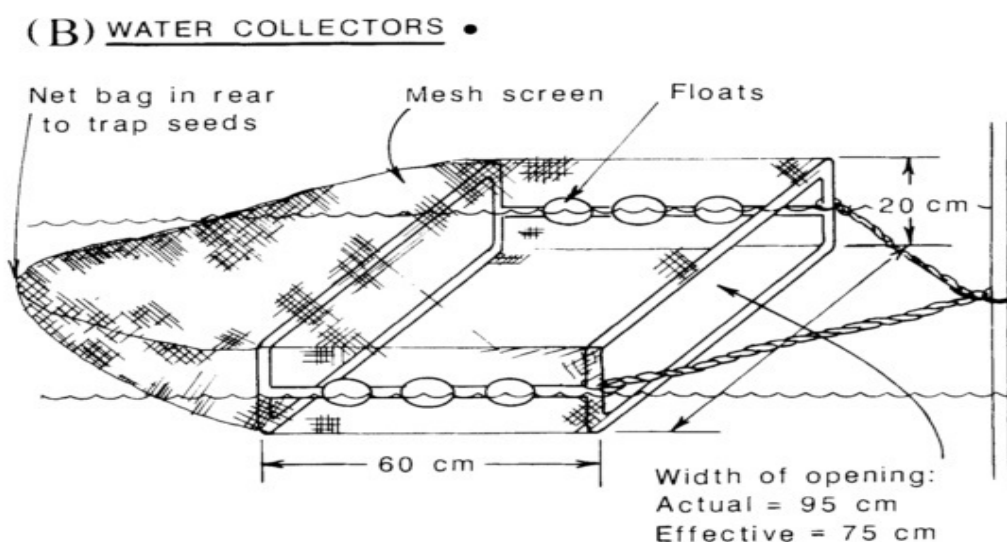
Při konstrukci pasti pro odchyt semen v řece je třeba předem počítat s hydraulikou. Vhodné je proto použít past, kde je otvor rozšířený a zužuje se směrem k síti, aby nedocházelo k sekundárnímu vyplavování semen z pasti. Také musí být použita síťka s dostatečně malým průměrem ok, aby semena neprocházela. Např. D. M. Merritt a E. E. Wohl využili polyesterovou látku s velikostí ok 0,25 cm. Semena odchytávali v různých hloubkách s různou rychlostí toku. (Merritt, Wohl 2006)

Nemálo druhů vodních rostlin je však specializováno na bythisochorii (semena se šíří při dně). Odchyt „tekoucího sedimentu“ není zdaleka tak jednoduchý jako v případě odchytu u hladiny, či v průřezu toku. Dopodrobna se jím zabývali Thomas K. Edwards a G. Douglas Glysson, kteří popsali různé metody, jak zachytit a zpracovat sediment, bez toho, aby byl tento zásadně narušený manipulací a aby u něj zůstala zachována vypovídací hodnota získaných vzorků. Proto se detailně zabývají hydraulikou a popisem veškerých dalších faktorů, které by jinak mohly zkreslovat výsledky vyvozené z odběrů. (Edwards, Glysson 1988)

## Plovoucí pasti

Narozdíl od předchozích způsobů, kdy jsou sběry četné, ale jednorázové, plovoucí pasti mohou být využity v dlouhodobějším měřítku. Autoři, kteří tento způsob využili, se však většinou zaměřili na jeden až dva druhy rostlin.

Schneider a Sharitz takto zkoumali míru hydrochorie u dvou druhů rostlin a to: *Taxodium distichum* a *Nyssa aquatica*. Využili k tomu krabici opatřenou plováky, která byla umístěna napříč proudem. Zachytávala se do ní semena plující po hladině nebo těsně pod ní (až do hloubky deseti centimetrů). Past byla vyprazdňována každých 14 dnů nebo častěji, podle toho, jak rychle se materiál v pasti naakumuloval. (Schneider, Sharitz 1988)



Obrázek č. 1: Past na semena umístěná v proudu řeky; převzato z původního článku (Schneider, Sharitz 1988)

Na designu pasti příliš nezáleží, musí však splňovat několik věcí:

- 1) Musí být pevně uchycena v proudu tak, aby jí proud protékal směrem od otvoru směrem k síťce.
- 2) Síťka musí mít takovou velikost ok, aby jí semena neproplula. Pokud však dochází k odchytnu semen určitého druhu rostliny, je dobré jemnost přizpůsobit tak, aby případné menší částice sítkou propluli a nedocházelo k tak rychlému zanášení pasti.



- 3) Past by měla být opatřena plováky, které zajišťují, že se past vyskytuje stále ve stejné úrovni při hladině řeky.

Past lze konstruovat i celkem jednoduše z běžně dostupných materiálů (viz. Obrázek)



Obrázek 2: Past na semena; převzato (Fér 2013)

#### 2.4.4 Klonalita rostlin

Nepřímou cestou, jak zjistit více o ekologii vodních rostlin, je využít analýzy DNA. Tento způsob je velmi populární, protože umožňuje získat velmi přesná data, nevýhodou však je, že ho lze použít pouze na jeden druh rostlin, takže má vypovídací hodnotu, co se týče jedné populace jedné rostliny na jednom toku a nevypovídá o celých společenstvech, natož stavu ekosystému. Na druhou stranu nám může poskytnout všeobecné poznatky o vývoji populací vodních rostlin.

V poslední době vzniká čím dál větší množství prací, které se zabývají klonalitou vodních rostlin. Jak je uvedeno výše, vodní rostliny se do velké míry rozmnožují vegetativně, a proto je všeobecně celkem nízká heterogenita v populacích podél toků. Nejčastějším způsobem, jak se příbuznost rostlin zjišťuje, je s využitím molekulárních markerů (Ouborg et al. 1999).

Díky poznatkům získaným z genetické analýzy však můžeme dostat celkem jasný obrázek o tom, do jaké míry jsou schopné se uchytit generativní propagule a do jaké míry vegetativní. Zároveň je však k tomu důležité znát i ekologii daného druhu, aby měla data vypovídací hodnotu.

## 2.5 Vzdálenost

Stejně jako pro většinu dalších organismů platí, že vodní rostliny se šíří tzv. leptokurtickým způsobem. To znamená, že většina jedinců (v tomto případě diaspor), zůstane v původním místě výskytu, či v jeho blízkosti a pravděpodobnost dalšího šíření na větší vzdálenost klesá. (Zhang et al. 2007)

O tom, jak velký podíl jedinců zůstane v místě, odkud pochází, však rozhoduje hned několik faktorů a to jak vnějších, tak vnitřních. Mezi ty vnitřní se mimo jiné řadí to, jak jsou diaspory morfologicky uzpůsobené šíření vodou. Zda je to celý plod, či jenom semeno a zda se pohybují při hladině, nebo se pomaleji šíří při dně.

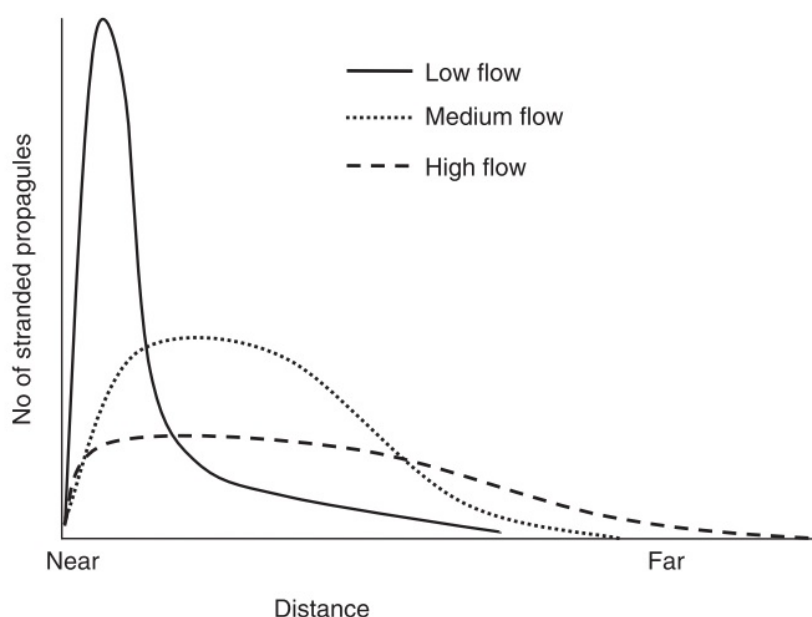
Mezi vnější faktory patří mimo jiné, do jaké míry jsou břehy zarostlé vegetací, všeobecná morfologie toku – v rovné přímé řece se semena šíří na větší vzdálenosti, než v meandrovité, a jaké hydraulické procesy v toku probíhají – rychlost proudění a směr proudění je v každém místě trochu jiné a nelze ho předem předpovědět (Merritt, Wohl 2002).

Ověření, zda v řekách doopravdy dochází k šíření na velkou vzdálenost, umožnil např. švédský pokus na řece Vindel, kde v roce 1992 vypustili 5000 imitací semen z pěti různých míst v rámci toku a poté zjišťovali, na jakou průměrnou vzdálenost se semena šířila a jaké maximální vzdálenosti dosáhla. Z níže uvedené tabulky vyplývá (Tabulka 1), že v řekách velmi často dochází k dálkovému šíření (LDD) a že o mnoho přesahuje u rostlin běžnou vzdálenost šíření 50 m (viz. Graf 1 (Nathan 2008))

Místo vypuštění	Kraddsele	Sorsele	Sandsele	Vindelgransele	Rusksele
Podíl nalezených kostek (%)	57	15	24	18	9
Průměrná vzdálenost (km)	1,1	17,2	10,9	24,5	40,3
Maximální vzdálenost (km)	17,4	52,5	85,0	152,5	135,0

**Tabulka 1** převzato a přeloženo z původního článku (Andersson et al 2000), místa v rámci toku byla vybrána postupně, od nejvýše položeného Kraddsele, po nejnižší položené Rusksele.

Zásadní vliv na vzdálenost na jakou se jsou semena schopná šířit má také rychlost proudění (Andersson et al. 2000 – plant dispersal). Dobře je to znázorněno v grafu, který vyplývá z dat z výše uvedeného článku (Graf 2).



Na ose  $x$  je znázorněna vzdálenost, na ose  $y$  množství zachycených diaspor. Plnou čarou je znázorněno šíření v případě nízkého proudění, tečkovaně středního proudění a čárkovaně šíření v případě silného proudu.

Graf 2: Hypotetické křivky znázorňující efektivitu přenosu semen při různé rychlosti proudění, převzato (Nilsson et al. 2010)

## 2.6 Další faktory ovlivňující hydrochorii v řekách

Jedním z velkých problémů zkoumání hydrochorie v říčních systémech je, že tok na šířku není v žádném případě homogenní jednotkou a v každé místě probíhají pod hladinou trochu jiné procesy. Tento aspekt však nelze dobře zachytit a analyzovat.

Co však lze celkem bez větších problémů pozorovat je, jaký vliv mají na disperzi diaspor změny na řece po celé délce toku, tím je myšlena jakákoliv regulace toku a jiné zásahy způsobené většinou činností člověka. Patří mezi to však také otázka, zda jsou propagule ovlivňovány změnami na toku v rámci času.

### 2.6.1 Regulovanost říčního koryta

Veškerá narušení plynulosti proudu ovlivňují šíření semen několika způsoby:

- a) Mají vliv na dostupnost vhodných stanovišť na březích a načasování dostupnosti s uvolněním semen. Tím, že přehradý ovlivňují průtok řeky, tak tím TAKÉ ovlivňují jak charakter dostupných stanovišť, tak uvolňování semen. (Merritt and Wohl 2002).

Ty druhy, které mají různé fenologické adaptace a vypuštění semen mají synchronizované s určitým průtokem, jsou velmi znevýhodněné, protože to neodpovídá přirozenému načasování odkrytí stanovišť, roznesení semen, vlhkost a celkově stav podkladu. Díky tomu může docházet k tomu, že se úplně změní původní struktura společenstev na březích řeky. Záleží to na tom, jaké propagule jsou zrovna k dispozici v blízkosti odkrytého stanoviště. (McBride and Strahan 1984).

- b) Je tím narušena plynulost přenosu semen a tím dochází k celkové fragmentaci. Vodní nádrže, i přirozená jezera v okolí toku fungují jako semenné pasti (Johansson, Nilsson 1993) a blokují tím přirozený pohyb diaspor směrem po proudu řeky. (Nilsson, Jansson 1995).

Za normálních okolností, je semenná banka přenášená v řece celkem početná i druhově rozmanitá. Nádrže mohou být však velmi efektivními v zachytávání semen a snížit tak druhovou rozmanitost a množství propagulí ve vodním sloupci až o 95%.

Díky tomu se snižuje pravděpodobnost udržení velké druhové diverzity, zároveň se tím zpožďuje obnova společenstev, pokud z nějakého důvodu došlo k jejich lokálnímu zániku. (Nilsson et al. 1997).

Zároveň se však zdá, že nejsou zásadní překážkou v šíření invazní druhů rostlin, jako je např. *Impatiens glandulifera*.

Přestože se zdá, že by regulace řek měla mít zásadní vliv na druhovou strukturu pod nádržemi, úplně tomu tak není. Kromě několika málo druhů, které jsou závislé pouze na hydrochorii, se většina druhů dostane i do společenstev dále po proudu řeky od nádrže. Problémem však zůstává, že se tím malé mířepozmění složení společenstev. Je pravděpodobné, že se fragmentace toku projeví až s odstupem mnoha let (desetiletí až století). (Merritt, Wohl 2006)

### **2.6.2 Kolísání hladiny řeky v průběhu roku**

Dalším aspektem, který nesmíme opomenout, je kolísání hladiny řeky v průběhu roku. Díky tomu, že je mnoho řek regulováno, výkyvy nejsou tak zásadní, ale přesto může docházet ke změnám výšky hladiny z několika dalších příčin. Jednou z nich jsou např. záplavy vyvolané táním sněhu a ledu na horách. Díky nim může na jaře docházet k uvolnění semen do řeky a navíc mohou být i semena s nižší plovatelností přenesena na celkem velké vzdálenosti.

Zároveň mohou být pro hydrochorii velmi prospěšné i další opakující se sezónní povodně nebo i menší zvednutí a výkyvy hladiny v průběhu roku, protože při zvýšení hladiny, může docházet k druhotnému návratu semen do vody a tím se zvyšuje pravděpodobnost rozšíření. Pokud navíc dojde k opakovanému vylití řeky do nivních částí, můžou se do řeky dostat semena, která byla i po delší dobu v podmínkách, ve kterých nemohla vyklíčit. (Kehr et al 2014).

Naopak, pokud dojde ke snížení hladiny, dojde tím potenciálně k odkrytí stanovišť, která byla do té doby zakryta. Mohou se zde díky tomu uchytit i druhy rostlin, které by za normálních okolností nebyli schopné obstát v konkurenci ostatních rostlin.

Kolísání hladiny řeky může mít i další následky. Rostliny v takových podmínkách mohou být vystaveny ještě většímu stresu, než je obvyklé.

### 3. Závěr

Díky tomu, že je zkoumání hydrochorie progresivním oborem, vzniká čím dál více prací. Ty nám poskytují reprezentativní data, ze kterých lze vyvozovat závěry o šíření vodních rostlin.

Důkazů o tom, že v řekách dochází dálkovému šíření rostlin, přibývá a zdá se, že je u vodních rostlin častější, než by se dalo předpokládat u rostlin za normálních podmínek (Nathan 2008). Zároveň však nelze jednoznačně definovat, jak často k tomuto jevu dochází a do jaké míry se opravdu podílí na disperzi vodních rostlin.

Ve své rešerši jsem se pokusila představit všechny možné existující metodiky zkoumání šíření a rozmnožování vodních rostlin. Každá práce na celou problematiku poukazuje z trochu jiného úhlu. Některé se zabývají jednotlivými druhy, jiné celými společenstvy v řekách jejich okolí.

Do budoucna bych navrhovala sjednocení metodiky a stanovit předem parametry, se kterými pracovat. Bylo by dobré, aby při dílčích pracích byly populace testovány ve stejně dlouhých časových obdobích, s jednotnou frekvencí pozorování. Také by bylo dobré přesně stanovit měřítko, ve kterých jsou řeky pozorovány, protože každá řeka je typická trochu jinou morfologií. Autoři se o to v mnoha pracích pokusili, ale stejně se to mírně liší.

Vzhledem k množství různých metod, jsou výsledná data natolik různorodá, že je nelze jednotným způsobem interpretovat. Jediná data, která jsou velmi přesná, jsou tak z genetických analýz populací. Proto by bylo dobré je začít kombinovat s různými nepřímými metodami a tím získat data, která by bylo možné použít k srovnání se staršími pracemi.

#### 4. Seznam literatury

- Andersson, E., Nilsson, C., & Johansson, M. E. (2000): Plant dispersal in boreal rivers and its relation to the diversity of riparian flora - *Journal of Biogeography*: 27(5), 1095–1106
- Andersson, E., Nilsson, C. & Johansson, M. E. (2000): Effects of river fragmentation on plant dispersal and riparian flora. *Regulated Rivers - Research and Management*: 16, 83–89
- Brown, R., & Chenoweth, J. (2008): The effect of Glines Canyon Dam on hydrochorous seed dispersal in the Elwha River - *Northwest Science*: 82, 197–209
- Darwin, C. (1839): *Journal of researches into the natural history and geology of the countries visited during the voyage round the world of - H.M.S. Beagle*; Henry Colburn, London, UK
- Fér, T., & Hroudová, Z. (2008). Detecting dispersal of *Nuphar lutea* in river corridors using microsatellite markers. *Freshwater Biology*, 53(7)
- Fér, T., & Hroudová, Z. (2009). Genetic diversity and dispersal of *Phragmites australis* in a small river system. *Aquatic Botany*, 90(2)
- Guppy, H. B. (1891–93): The river Thames as an agent in plant dispersal - *Journal of Linnean Society of London*: 29, 333–346
- Gyllenberg, G. & Rosengren, R. (1974): The oxygen-consumption of submerged Formica queens (Hymenoptera, Formicidae) as related to habitat and hydrochoric transport - *Annales Entomologici Fennici*: 50, 76–80
- Hampe, A. (2004): Extensive hydrochory uncouples spatiotemporal patterns of seedfall and seedling recruitment in a ‘bird-dispersed’ riparian tree - *Journal of Ecology*: 92, 797–807
- Horn, M. H., Correa, S. B., Parolin, P., Pollux, B. J. a., Anderson, J. T., Lucas, C., Goulding, M. (2011): Seed dispersal by fishes in tropical and temperate fresh waters: The growing evidence - *Acta Oecologica*: 37(6), 561–577
- Johansson, M. E. & Nilsson, C. (1993): Hydrochory, population dynamics and distribution of the clonal aquatic plant *Ranunculus lingua* - *Journal of Ecology*: 81, 81–91.
- Kehr, J. M., Merritt, D. M., & Stromberg, J. C. (2014): Linkages between primary seed dispersal, hydrochory and flood timing in a semi-arid region river - *Journal of Vegetation Science*: 25(1)

- Merritt, D. M., & Wohl, E. E. (2006): Plant dispersal along rivers fragmented by dams - *River Research and Applications*: 22(1)
- Merritt, D., & Wohl, E. (2002). Processes governing hydrochory along rivers: hydraulics, hydrology, and dispersal phenology. *Ecological Applications*, 12(4), 1071–1087.
- Moegenburg, S. (2002): Spatial and Temporal Variation in Hydrochory in Amazonian Floodplain Forest – *Biotropica*: 34(4), 606–612
- Nathan, R. (2006): Long-distance dispersal of plants - *Science*, 25(October): 786–789
- McBride, J.R. & Strahan, J. (1984). Establishment and survival of woody riparian species on gravel bars of an intermittent stream. *American Midland Naturalist* 112, 235–245.
- Nilsson, C. (1991). Importance of hydrochory in structuring plant communities along rivers. *Canadian Journal of Ecology*
- Nilsson, C. & Jansson, R. (1995). Floristic differences between riparian corridors of regulated and free-flowing boreal rivers. *Regulated Rivers: Research and Management* 11, 55–66
- O'Donnell, J., Fryirs, K., & Leishman, M. R. (2014). Digging deep for diversity: riparian seed bank abundance and species richness in relation to burial depth. *Freshwater Biology*, 59(1), 100–113
- Ouborg NJ, Piquot Y, van Groenendael JM. 1999. Population genetics, molecular markers and the study of dispersal in plants. *Journal of Ecology* 87: 551–568.
- Parolin, P. (2006). Ombrohydrochory: Rain-operated seed dispersal in plants – With special regard to jet-action dispersal in Aizoaceae. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 201(7), 511–518
- Pollux, B. J. a., Ouborg, N. J., Van Groenendael, J. M., & Klaassen, M. (2007). Consequences of intraspecific seed-size variation in *Sparganium emersum* for dispersal by fish. *Functional Ecology*, 21(6), 1084–1091
- Pollux, B. J. a. (2011). The experimental study of seed dispersal by fish (ichthyochory). *Freshwater Biology*, 56(2), 197–212
- Santamaría, L. (2002). Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment, 23, 137–154.



- Schneider, R., & Sharitz, R. (1988). Hydrochory and regeneration in a bald cypress-watertupelo swamp forest. *Ecology*, 69(4), 1055–1063
- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R. & Cushing, C.E. (1980): The river continuum concept - *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*: 37, 130-137
- Viana et al. 2013 Viana, D. S., Santamaría, L., Michot, T. C., & Figuerola, J. (2013): Migratory strategies of waterbirds shape the continental-scale dispersal of aquatic organisms – *Ecography*: 36(4), 430–438
- Vittoz, P. & Engler, R. (2007): Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits - *Botanica Helvetica*: 117, 109–124
- Ward, J. V, & Stanford, J. A. (1983). Serial Discontinuity Concept of Lotic Ecosystems. *Dynamics of Lotic Systems*, Ann Arbor Science, Ann Arbor, 29–42.
- Wolters, M., Geertsema, J., Chang, E.R., Veeneklaas, R.M., Carey, P. D. & Bakker, J. P. (2004): Astroturf seed traps for studying hydrochory - *Functional Ecology*: 18, 141–147.